

裸子植物的生化系统学(一) ——松科植物的过氧化物酶*

胡志昂 王洪新 阎龙飞**

(中国科学院植物研究所)

摘 要

用聚丙烯酰胺凝胶电泳分析了松科全部 10 属 59 种又 A 变种的过氧化物酶。尽管个别种在种内酶谱有变化,但每个种仍有足以与其他种区分的特征性酶谱。我们定义“两分类群总带数除两分类群不相同带数”为“酶谱距离”,作为属间和种间酶谱分歧的数量指标。松科各属内平均酶谱距离与 Prager 等(1976)报道的抗原距离以及各属的化石历史基本一致。落叶松属、雪松属、金钱松属发生最晚,云杉属等次之,松属最为古老。分子证据支持属和亚科的划分。对比杨属的数据,说明过氧化物酶进化有稳定速率。文章最后讨论了酶谱资料在研究植物形态进化和分子进化中的作用。

松科是一个相当“自然”的科,分类学上意见分歧较少。松科植物具有很大的经济价值和生态意义,所以不仅是形态解剖,而且有不少化学和生物化学及遗传学的研究^[6,9,18-20]。白云杉 (*Picea glauca*)^[8]、长叶松 (*Pinus palustris*) 和火炬松 (*P. taeda*)^[22]、花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*)^[16] 的过氧化物酶已有遗传分析。松科植物进化上的保守性引起进化学家的重视,不失为研究分子进化的好材料^[20]。

本文报道松科全部 10 属、59 种、4 变种植物的过氧化物酶。结合血清学^[20]、化学^[18]、化石资料^[7]讨论了有关进化问题。

一、材料和方法

所分析的针叶过氧化物酶谱的松科各种,按照郑万钧、傅立国系统^[2]列于表 1。预备实验证明,剪下的枝叶插在自来水中一个月或进一步在 -20°C 长期储存不影响酶谱。

酶提取液的制备基本上用 Snyder 和 Hamaker^[22] 方法。聚丙烯酰胺凝胶电泳和过氧化物酶的显色同前报道^[4]。

种间、属间酶谱的比较采用了类似 Vaughan^[23] 的方法。但为了和 Prager 等^[20]的松科血清学研究所用的“抗原距离”相参照,我们规定“酶谱距离”如下:

$$\text{酶谱距离} = \frac{\text{两分类群不相同酶带数}}{\text{两分类群酶带总数}}$$

* 本工作得到汤佩松、王伏雄二位先生的鼓励;本所董保华、周多俊、臧淑英、杭州植物园俞仲铭、内蒙古林业科学院童成仁、南京林产工业学院黄敏仁、庐山植物园朱国芳、李华等同志为本研究提供材料,在此一并致谢。

** 张宝田同志参加部分工作。

酶谱距离和 Vaughan^[23] 的百分比相似性有关,两者之和为 1。百分比相似性表示两分类群的亲缘,酶谱距离作为两分类群分歧的数量指标。

二、结 果

1. 酶谱的稳定性。表 1 所列的种有相当一部分取自两个或两个以上地点,包括生境

表 1 用于分析的植物名录

Table 1 Plant catalog used to analyse

名 称	学 名	名 称	学 名
油杉属	<i>Keteleeria</i> Carr.	落叶松属	<i>Larix</i> Mill.
云南油杉	<i>K. evelyniana</i> Mast.	红杉	<i>L. potaninii</i> Batalin
铁坚油杉	<i>K. davidiana</i> Beissn.	新疆落叶松	<i>L. sibirica</i> Ledeb.
青岩油杉	<i>K. davidiana</i> var. <i>chien-peii</i> Cheng et L. K. Fu	华北落叶松	<i>L. principis-rupprechtii</i> Mayr
江南油杉	<i>K. cyclolepis</i> Flous	落叶松	<i>L. gmelini</i> Rupr.
冷杉属	<i>Abies</i> Mill.	黄花落叶松	<i>L. olgensis</i> Henry
鳞皮冷杉	<i>A. squamata</i> Mast.	欧洲落叶松	<i>L. decidua</i> Mill.
日本冷杉	<i>A. firma</i> Sieb et Zucc.	日本落叶松	<i>L. kaempferi</i> Carr.
杉松	<i>A. holophylla</i> Maxim.	金钱松属	<i>Pseudolarix</i> Gord.
苍山冷杉	<i>A. delavayi</i> Franch.	金钱松	<i>P. amabilis</i> Rehd.
朝鲜冷杉	<i>A. koreana</i> Wils.	雪松属	<i>Cedrus</i> Trew.
黄杉属	<i>Pseudotsuga</i> Carr.	雪松	<i>C. deodara</i> Don.
黄杉	<i>P. sinensis</i> Dode	北非雪松	<i>C. atlantica</i> Manetti.
华东黄杉	<i>P. gausseii</i> Flous	松属	<i>Pinus</i> L.
花旗松	<i>P. menziesii</i> Franco	红松	<i>P. koraiensis</i> Sieb et Zucc.
铁杉属	<i>Tsuga</i> Carr.	新疆五针松	<i>P. sibirica</i> Mayr.
铁杉	<i>T. chinensis</i> Pritz.	华山松	<i>P. armandi</i> Franch
南方铁杉	<i>T. chinensis</i> var. <i>tchekiangensis</i> Cheng et Fu	乔松	<i>P. griffithii</i> McClelland
银杉属	<i>Cathaya</i> Chun et Kuang	北美乔松	<i>P. strobus</i> L.
银杉	<i>C. argyrophylla</i> Chun et Kuang	日本五针松	<i>P. parviflora</i> Sieb et Zucc.
云杉属	<i>Picea</i> Dietr.	白皮松	<i>P. bungeana</i> Zucc ex Endl.
云杉	<i>P. asperata</i> Mast.	赤松	<i>P. densiflora</i> Sieb et Zucc.
红皮云杉	<i>P. koraiensis</i> Nakai	欧洲赤松	<i>P. sylvestris</i> L.
白杉	<i>P. meyeri</i> Rehd et Wils.	长白松	<i>P. sylvestris</i> var. <i>sylvestriformis</i> Cheng et Chu
青海云杉	<i>P. crassifolia</i> Kom.	樟子松	<i>P. sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> Litv.
青杉	<i>P. wilsonii</i> Mast.	油松	<i>P. tabulaeformis</i> Carr.
大果青杉	<i>P. neoveitchii</i> Mast.	云南松	<i>P. yunnanensis</i> Franch
雪岭杉	<i>P. schrenkiana</i> Fisch et Mey.	南亚松	<i>P. lateri</i> Mason
欧洲云杉	<i>P. abies</i> Karst.	马尾松	<i>P. massoniana</i> Lamb.
日本云杉	<i>P. polita</i> Carr.	黄山松	<i>P. taiwanensis</i> Hayata
川西云杉	<i>P. likiangensis</i> var. <i>balfouriana</i> Hiller ex Slavina.	黑松	<i>P. thunbergii</i> Parl.
紫果云杉	<i>P. purpurea</i> Mast.	海岸松	<i>P. pinaster</i> Ait.
鱼鳞云杉	<i>P. jezoensis</i> var. <i>microsperma</i> Cheng et L. K. Fu	长叶松	<i>P. palustris</i> Mill.
绿粉云杉	<i>P. pungens</i> var. <i>glauca</i> Beissner	西黄松	<i>P. ponderosa</i> Dougl. ex Law.
		火炬松	<i>P. taeda</i> L.
		湿地松	<i>P. elliotii</i> Engelm.
		刚松	<i>P. rigida</i> Mill.
		北美短叶松	<i>P. bankiana</i> Lamb.

eria) 分析 3 个种 1 变种。云南油杉 (*K. cvelyniana*) 和铁坚油杉 (*K. davidiana*) 的酶谱见图版: 1: 图 1: 1, 2。属内种间平均酶谱距离为 0.29。云杉属 (*Picea*) 分析 14 种, 包括欧洲和美洲的种类, 分别属云杉组、丽江云杉组和鱼鳞松组。其中 11 种的酶谱见图版 1: 图 3。除青扦 (*P. wilsonii*) 和大果青扦 (*P. neoveitchii*) 的谱完全一样外, 各种之间的酶谱距离见表 2。

表 3 松属单维管束亚属各种过氧化物酶酶谱距离*

Table 3 Interspecific zymogram distances of subgenus *Strobus*

名 称	北美乔松	红 松	新疆五针松	华山松	乔 松	日本五针松	白皮松	黄山松
北美乔松 <i>P. strobus</i>	0	0.88	0.86	0.83	0.71	0.63	0.40	0.67
红 松 <i>P. koraiensis</i>		0	0.50	0.71	0.78	0.70	0.71	0.89
新疆五针松 <i>P. sibirica</i>			0	0.20	0.75	0.50	0.67	0.75
华 山 松 <i>P. armandi</i>				0	0.71	0.60	0.83	0.75
乔 松 <i>P. griffithii</i>					0	0.56	0.83	0.75
日本五针松 <i>P. parviflora</i>						0	0.67	0.56
白 皮 松 <i>P. bungeana</i>							0	0.67
黄 山 松 <i>P. taiwanensis</i>								0

* 表中黄山松是作为双维管束亚属的代表参与比较。

表 4 松属双维管束亚属各种过氧化物酶酶谱距离

Table 4 Interspecific zymogram distances of subgenus *Pinus*

名 称	黄山松	油 松	云南松	刚 松	湿地松	火炬松	南亚松
黄 山 松 <i>P. taiwanensis</i>	0	0.25	0.29	0.25	0.33	0.30	0.29
油 松 <i>P. tabulaeformis</i>		0	0.38	0.33	0.22	0.33	0.22
云 南 松 <i>P. yunnanensis</i>			0	0.33	0.29	0.33	0.25
刚 松 <i>P. rigida</i>				0	0.50	0.22	0.25
湿 地 松 <i>P. elliotii</i>					0	0.33	0.17
火 炬 松 <i>P. taeda</i>						0	0.38
南 亚 松 <i>P. lateri</i>							0

属内各种间平均酶谱距离为 0.30。银杉属 (*Cathaya*) 也是单种属, 酶谱见图版 1: 图 3:12, 与云杉属各种最为接近。从图版 1: 图 2, 图版 2: 图 1 和图版 2: 图 2 看, 银杉酶谱与雪松、松、落叶松各属差别较大。冷杉属 (*Abies*) 各种间分歧较大, 5 个种平均酶谱距离为 0.44。其中日本冷杉 (*A. firma*) 和杉松 (*A. holophylla*) 的谱见图版 1: 图 1:3, 4。朝鲜冷杉 (*A. koreana*) 接近杉松, 苍山冷杉 (*A. delavayi*) 接近日本冷杉。

松属 (*Pinus*) 是松科最大的属, 我们分析了 22 种 2 变种。其中 12 种的酶谱见图版 2: 图 3。特点是两亚属分歧较大, 只有一条带是共同的。在酶谱中, 所作的单维管束亚属各种都有比共同带电泳慢的酶, 而所作的双维管束亚属各种只有电泳快的酶。表 3、表 4 分别列出单维管束亚属、双维管束亚属各种间酶谱距离。从表 3 可以看出单维管束亚属各种间分歧极大, 平均酶谱距离为 0.67。双维管束亚属各种比较接近, 从表 4 计算平均酶谱距离仅 0.30。有很多种有同样酶谱, 如黄山松 (*P. taiwanensis*) 和马尾松 (*P. massoniana*) (图版 2: 图 1:7, 8), 云南松 (*P. yunnanensis*) 和西黄松 (*P. ponderosa*)。

3. 属间的比较。图版 1: 图 1 和图版 1: 图 2 是松科 10 属一些种的酶谱。表 5 是比较各属代表种得出属间酶谱的大致距离。因为有些属内部分歧很大, 不可能找到合适的种为代表, 所以表 5 只是大致的距离。松科属间平均距离约为 0.45。

表 5 松科各属过氧化物酶谱大致距离
Table 5. Intergeneric zymogram distances of Pinaceae

属 名	油杉属	冷杉属	黄杉属	铁杉属	银杉属	云杉属	落叶松属	金钱松属	雪松属	松属
油杉属 <i>Keteleeria</i>	0	0.47	0.67	0.36	0.42	0.45	0.43	0.44	0.25	0.38
冷杉属 <i>Abies</i>		0	0.17	0.28	0.50	0.46	0.42	0.42	0.57	0.57
黄杉属 <i>Pseudotsuga</i>			0	0.56	0.43	0.71	0.43	0.43	0.57	0.57
铁杉属 <i>Tsuga</i>				0	0.73	0.40	0.50	0.50	0.50	0.50
银杉属 <i>Cathaya</i>					0	0.20	0.33	0.33	0.33	0.50
云杉属 <i>Picea</i>						0	0.67	0.67	0.25	0.55
落叶松属 <i>Larix</i>							0	0.17	0.27	0.63
金钱松属 <i>Pseudolarix</i>								0	0.33	0.63
雪松属 <i>Cedrus</i>									0	0.50
松 属 <i>Pinus</i>										0

三、讨 论

1. 酶谱的稳定性问题。酶谱资料应用于种内各群体基因频率变化研究^[10,11]及应用于

裸子植物都有大量报道^[9,10],但研究种以上分类群的报道很少,主要原因是如何处理种内的变化。从上述松科过氧化物酶资料看,除红松外,绝大多数种类酶谱是稳定的。即使有红松的这种种内变化,各个物种仍有其特征性酶谱足以与其他种区别。红松出现种内酶谱变化并非偶然,因为松属是松科里分歧最大的属,种间酶谱距离平均高达 0.67。

2. 属内各种间平均酶谱距离和属的历史。松科各属有自己的酶谱式样,但更显目的是不同属间有显著不同的种间平均酶谱距离。落叶松属和松属是两个极端。这两个属分析的种数较多,有足够的代表性。落叶松属 7 种分别属于 2 组,酶谱几乎完全一样,酶谱距离为 0。Prager 等 (1976)^[20] 提取各种松科植物种子的蛋白,制备抗血清,进行双向扩散和免疫电泳。他们报道落叶松(日本落叶松 *L. kaempferi*、落叶松和 *Larix laricina*) 之间抗原距离为 0,就是说用血清学方法不能区别这三个种。Niemann^[21] 分析了 10 种落叶松(包括本文分析的欧洲落叶松、落叶松、日本落叶松、新疆落叶松和红杉)的单酚和黄酮,也几乎完全一样。这三方面的资料完全一致,表明落叶松属内没有可检测的分子变化。落叶松属各种在形态上有差别,以枝的颜色、球果大小和形状、苞鳞和种鳞的性状相互区分。这些形态性状也正是松科其他属的分种标准^[2]。因此,落叶松属和松科其他属一样,都有平行的形态分歧或形态进化。而松属,各个种只有一条共同的带,酶谱平均距离高达 0.67。Prager 等^[20] 报道松属内抗原距离最大为 2.3,代表蛋白质中氨基酸顺序有 8% 的差别,也是松科中分歧最大的。但是,他们只分析了 11 种。尤其是酶谱分歧最大的单维管束亚属只分析了近缘的两个种。因此我们认为松属种子蛋白实际分歧比他们估计的还要大。通过对比松属和落叶松属,说明松科植物的分子进化和形态进化是不平行的。

表 6 松科各属的进化

Table 6 Molecular evolution of Pinaceae

属 名	地质年代 ^[7]	抗原距离 ^[20]	酶谱距离
落叶松属 <i>Larix</i>	中 新 世	0	0
雪 松 属 <i>Cedrus</i>		—	0
黄 杉 属 <i>Pseudotsuga</i>	渐 新 世	—	0.17
油 杉 属 <i>Keteleeria</i>		—	0.29
铁 杉 属 <i>Tsuga</i>	始 新 世	1.0	—
冷 杉 属 <i>Abies</i>		—	0.44
云 杉 属 <i>Picea</i>	古新世、晚白垩纪	<0.5	0.30
松 属 <i>Pinus</i>	早白垩纪	2.3	0.67

我们把松科各属的抗原距离^[20]、酶谱距离和化石资料^[7]作一比较列于表 6。

从表 6 不难看出,除云杉属外,各属的抗原距离和酶谱距离和该属历史有关;进化历

史越长,属内分子变化越大。表 6 也说明松科分子进化速度是稳定的,这正是分子进化的特点^[24]。过氧化物酶进化速度不同于种子蛋白抗原性进化的速度,因为不同蛋白质有不同的突变速率^[13,14]。

我们从杨属资料^[4],计算出属内平均酶谱距离为 0.60。已知杨属的化石最早见于晚白垩纪赛诺曼期^[1],距今一亿年。说明裸子植物形态虽比较保守,但过氧化物酶的进化速度和被子植物杨属近似。根据酶谱变化仅是时间的函数,可以从属内平均酶谱距离估计该属发生的大致地质年代。

不同于分子进化,形态进化速度是不稳定的,受环境制约。落叶松属是发生最晚的松柏类,化石最早见于中新世之后。虽然过氧化物酶、种子蛋白和酚类还没有变异,但形态上分出很多种。这类似于脊椎动物的灵长目^[3],巨大的形态变化不能用测不到的分子进化来解释。松属则类似于蛙目^[5],形态变异虽小,但蛋白质氨基酸顺序却产生很大变异。松科资料证明形态进化和分子进化是不同性质的进化。

3. 属间的距离和单种属的系统地位及亚科的划分。表 6 只列出 8 个属,金钱松属和银杉属都是单种属,无种间酶谱距离可言。但可以从属间距离(表 5)来分析其可能的系统位置。金钱松与落叶松属不仅形态上接近,而且两属的酶谱距离为 0.17,是属间距离最小的。鉴于落叶松属内酶谱距离为 0,金钱松单独成属为好。银杉的酶谱最接近云杉属(图版 1:图 3),两者间酶谱大致距离为 0.22。另一方面,从图版 1:图 2:4,5,6 可以看出银杉酶谱正好是雪松和红松酶谱的叠加。因为杂种^[10]或双二倍体^[3]的酶谱是亲本谱的叠合,说明银杉有可能是雪松和松属某种属间杂交起源的,这仅仅是一种推测,也许是一种偶然的巧合。从表 6 不难看到松科内落叶松亚科是最年轻的,冷杉亚科次之,松亚科最原始。所以抗原资料^[20]和本文报道的酶谱资料都支持松科划分为三个亚科^[2]。表 5 计算松科各属间平均酶谱距离约为 0.45,说明松科内属的分化可能与松属发生同时或稍迟。

4. 酶谱在植物系统和进化研究中的作用。松科的过氧化物酶进化有分子进化的基本特征:进化速率的稳定性,可以描述进化中时间上的特征;结合化石资料,推测各个分类群之间分歧的大致历史时期;因为酶谱很少发生趋同进化,又是基因相当直接的产物,还可以用来推测各分类群之间的亲缘关系。在研究种的划分时要借助形态和地理分布的资料。因为种的划分主要根据形态特征,而在种的形成中分子进化不起主要作用。例如在古老的松属内,我们不能因红松有不同酶谱的个体而分出几个种。事实上,这些植株形态极为一致,可能属于同一个群体。在落叶松属里,我们也不能因属内各种没有检测到分子变化而归并为一个种,因为该属形态进化很快,各个种又有各自的地理分布。只有那些形态分歧很小,分布区重叠而分类上有争议的种,酶谱就有一定的参考价值。例如云杉属内,各个种的酶谱都有一定程度的分化,至少有一个带不同,而别的一些带强度有差别。唯有青扦和大果青扦,两者酶谱无任何差别(图版 1:图 3:6,7)。鉴于这两者分布区重叠,并且形态上的差别随引种栽培而缩小的情况,我们提议将青扦或大果青扦归并或者设变种。

应该提出,因为植物形态特征是多基因控制的数量性状^[10],形态进化中还涉及调控基因^[12,24]及更复杂的变化^[17],因此,在物种形成中起重要作用的形态进化,即形态建成的遗传调节历史是更主要、更复杂、更难研究的进化过程。

参 考 文 献

- [1] 中国新生代植物编写组, 1978: 中国植物化石(第三册), 中国新生代植物, 科学出版社, 第 81 页。
- [2] 郑万钧、傅立国, 1978: 裸子植物门, 中国植物志, 科学出版社, 第七卷。
- [3] 胡志昂, 1983: 芸苔属 (*Brassica*) 栽培种过氧化物酶基因的染色体组定位和进化, 《植物学集刊》第一集(中国科学院植物研究所), 科学出版社, 159—164。
- [4] 胡志昂, 1981: 杨属植物的同工过氧化物酶, 植物分类学报 19: 291—297。
- [5] Cherry, L. M. et al, 1978: Frog perspective on the morphological difference between humans and chimpanzees. *Science* 200: 209—211.
- [6] Erdtman, H., 1963: Some aspects of chemotaxonomy. in "Chemical Plant Taxonomy" ed: Swain T. 89—125, Academic Press.
- [7] Florin, R., 1963: The distribution of conifer and taxad genera in time and space. *Acta Horti Bergiani* 20: 122—312.
- [8] Feret, P. P., 1971: Isoenzyme variation in *Picea glauca* Voss seedling. *Silvae Genet.* 20: 46—50.
- [9] Feret, P. P. et F. Bergmann, 1976: Gel electrophoresis of proteins and enzymes. in "Modern Methods in Forest Genetics" ed: Miksche, J. P. 49—77. Springer-Verlag.
- [10] Gottlieb, L. D., 1977: Electrophoretic evidence and plant systematics. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 161—180.
- [11] Gottlieb, L. D., 1981: Electrophoretic evidence and plant populations. *Progr. in Phytochem.* 7: 1—46.
- [12] Jacob F. et J. Monod, 1961: Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins. *J. Mol. Biol.* 3: 318—356.
- [13] Kimura M., 1968: Evolutionary rate at the molecular level. *Nature* 217: 624—626.
- [14] Kimura M., 1979: The neutral theory of molecular evolution. *Scient. Amer.* 241: 98—129.
- [15] King M. C. et A. C. Wilson, 1975: Evolution at two levels in human and chimpanzee. *Science* 188: 107—116.
- [16] Muhs H. J., 1974: Distinction of douglas-fir provinces using peroxidase isoenzyme patterns of needle. *Silvae Genet.* 23: 1—3.
- [17] Nagl W., 1979: Search for the molecular basis of diversification in phylogenesis and ontogenesis. *Pl. Syst. Evol. suppl* 2: 3—25.
- [18] Nieumann G. J., 1979: Some aspects of chemistry of Pinaceae needles. *Acta Bot. Neerl.* 28: 73—88.
- [19] Nieumann G. J. et H. H. van Genderen, 1980: Chemical relationships between Pinaceae. *Biochem. Syst. Ecol.* 8: 237—240.
- [20] Prager E. M. et al, 1976: Rate of evolution in conifers (Pinaceae). *Evolution* 30: 637—649.
- [21] Rudin D. et K. Lundkvist, 1977: Forest isozyme studies in Umeå Sweden. in "EEC Symposium on Forest Tree Biochemistry" p. 133, Brussels-Luxembourg.
- [22] Snyder E. B. et J. M. Hamaker, 1978: Inheritance of peroxidase isozymes in needle of loblolly and longleaf pines. *Silvae Genet.* 27: 125—128.
- [23] Vaughan J. G., 1977: A multidisciplinary study of taxonomy and origin of Brassica crops. *Bioscience* 27: 35—40.
- [24] Wilson A. C. et al., 1977: Biochemical evolution. *Ann. Rev. Biochem.* 46: 573—639.

BIOCHEMICAL SYSTEMATICS OF GYMNOSPERMS (I) PEROXIDASES OF PINACEAE

HU ZHI-ANG, WANG HONG-XIN AND YAN LONG-FEI

(*Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract

By means of polyacrylamide gel electrophoresis, peroxidases of 59 species and 4 varieties, belonging to ten genera of *Pinaceae*, were analysed. Though intraspecific zymogramatic variation may be observed within a few species, each species possesses its specific zymogram, distinguishable from the others. In order to measure divergence between two taxa, we have defined "zymogram distance" as follows:

$$\text{zymogram distance} = \frac{\text{number of different bands between two taxa}}{\text{total number of bands in the same two taxa}}$$

Similar tendencies are shown among average intergeneric zymogram distances, antigenic distances (Prager et al. 1976), and generic divergence time. Molecular evidences support classical taxonomy of *Pinaceae*. Agreed with the data from *Populus*, the evolutionary rate of plant peroxidase seems stable. The possible contribution of zymogram to investigation of molecular and morphological evolution of plants is discussed.

图版说明 (Explanation of Plates)

图版 1 (Plate 1)

1 松科植物过氧化物酶谱 1. Peroxidase zymograms of Pinaceae 1. 云南油杉 (*Keteleeria evelyniana*); 2. 铁坚油杉 (*K. davidiana*); 3. 日本冷杉 (*Abies firma*); 4. 杉松 (*A. holophylla*); 5. 华东黄杉 (*Pseudotsuga gaussenii*); 6. 花旗松 (*Pseudotsuga menziesii*); 7. 南方铁杉 (*Tsuga chinensis* var. *tschekiangensis*); 8. 银杉 (*Cathaya argyrophylla*); 9. 欧洲云杉 (*Picea abies*); 10. 川西云杉 (*Picea likiangensis* var. *balfouriana*).

2 松科植物过氧化物酶谱 2. Peroxidase zymograms of Pinaceae 1. 落叶松 (*Larix gmelini*); 2. 金钱松 (*Pseudolarix amabilis*); 3. 雪松 (*Cedrus deodara*); 4. 北非雪松 (*Cedrus atlantica*); 5. 银杉 (*Cathaya argyrophylla*); 6. 红松 (*Pinus koraiensis*); 7. 新疆五针松 (*Pinus sibirica*); 8. 华山松 (*Pinus armandi*); 9. 乔松 (*Pinus griffithii*); 10. 日本五针松 (*Pinus parviflora*).

3 云杉属及银杉的酶谱 3. Zymograms of genus *Picea* and *Cathaya argyrophylla* 1, 12. 欧洲云杉 (*Picea abies*); 2. 红皮云杉 (*Picea koraiensis*); 3. 白杉 (*Picea meyeri*); 4. 青海云杉 (*Picea crassifolia*); 5. 雪岭杉 (*Picea schrenkiana*); 6, 14. 青杉 (*Picea wilsonii*); 7. 大果青杉 (*Picea neoveitchii*); 8. 日本云杉 (*Picea polita*); 9. 川西云杉 (*Picea likiangensis* var. *balfouriana*); 10. 绿粉云杉 (*Picea pungens* var. *glauca*); 11. 云杉属一种 (*Picea* sp.); 12. 银杉 (*Cathaya argyrophylla*).

图版 2 (Plate 2)

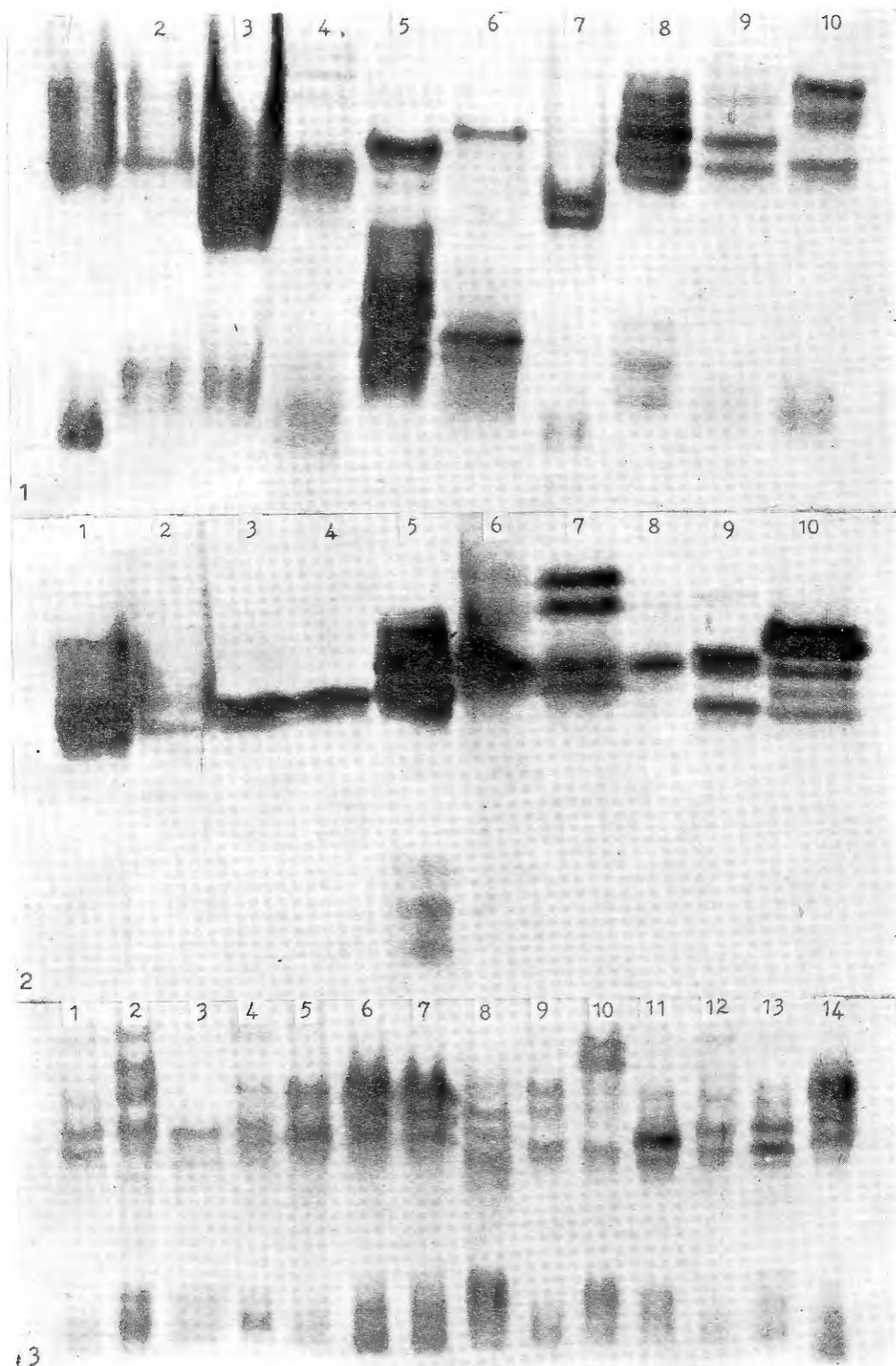
1 松属和银杉的酶谱 1. Zymograms of *Pinus* and *Cathaya argyrophylla* 1. 红松 (*Pinus koraiensis*); 2. 新疆五针松 (*Pinus sibirica*); 3. 华山松 (*Pinus armandi*); 4. 樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*); 5. 长白松 (*Pinus sylvestris* var. *sylvestriformis*); 6. 黄松 (*Pinus massoniana* var. *thunbergii*); 7. 黄山松 (*Pinus taiwanensis*); 8. 马尾松 (*Pinus massoniana*); 9. 银杉 (*Cathaya argyrophylla*); 10. 南亚松 (*Pinus lateri*).

2 落叶松属及某些裸子植物的酶谱 2. Zymograms of *Larix* and some other gymnosperms. 1. 新疆落叶松 (*Larix sibirica*); 2. 华北落叶松 (*Larix principis-rupprechtii*); 3. 落叶松 (*Larix gmelini*); 4. 黄落叶松 (*Larix olgensis*); 5. 日本落叶松 (*Larix kaempferi*); 6. 红杉 (*Larix potaninii*); 7. 银杉 (*Cathaya argyrophylla*); 8. 鸡毛松 (*Podocarpus imbricatus*); 9. 南方红豆杉 (*Taxus chinensis* var. *mairii*); 10. 日本冷杉 (*Abies firma*).

3 松属过氧化物酶谱 3. Peroxidase zymograms of some *Pinus*. 1. 北美乔松 (*Pinus strobus*); 2—4. 红松 (*Pinus koraiensis*); 5. 乔松 (*Pinus griffithii*); 6. 华山松 (*Pinus armandi*); 7. 樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*); 8. 赤松 (*Pinus densiflora*); 9. 白皮松 (*Pinus bungeana*); 10. 油松 (*Pinus tabulaeformis*); 11. 黄山松 (*Pinus taiwanensis*); 12. 黑松 (*Pinus thunbergii*); 13, 15. 西黄松 (*Pinus ponderosa*); 14, 16. 北美短叶松 (*Pinus banksiana*).

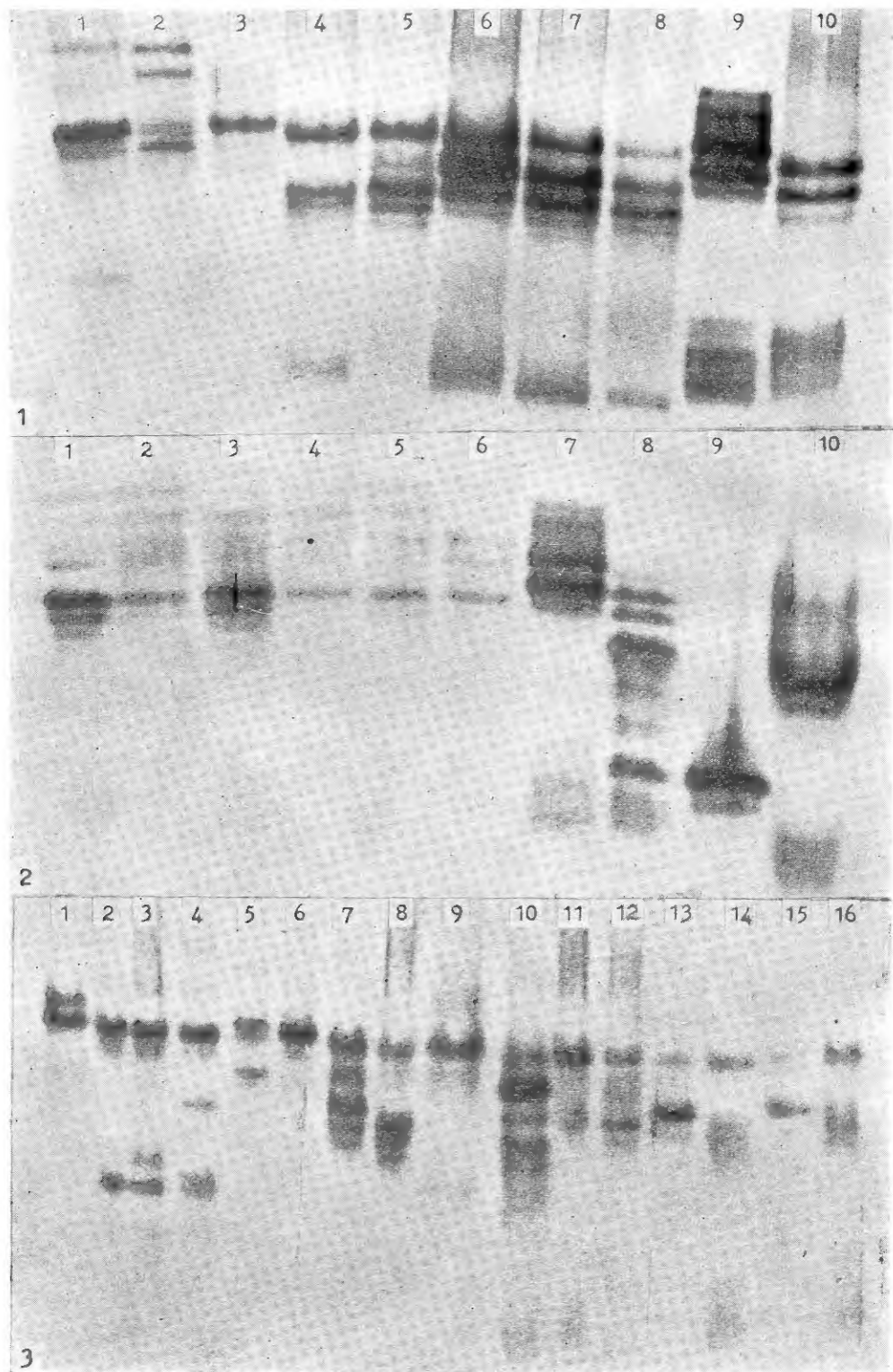
Biochemical Systematics of Gymnosperm 1. Peroxidases of Pinaceae

Plate 1



图版说明见文末

see explanations at the end of the text



图版说明见文末

see explanations at the end of the text